

大豆耐低磷性状鉴定及优异种质筛选

武海燕,李喜焕,李文龙,孔佑宾,杜汇,张彩英

(河北农业大学/教育部华北作物种质资源研究与利用重点实验室,河北 保定 071001)

摘要:为发掘耐低磷大豆新种质,培育耐低磷新品种,以前期构建的含有247个株系的大豆耐低磷遗传群体为材料,在低磷和适磷处理下分别测定各株系的株高、根长、根鲜质量、根干质量、地上部鲜质量、地上部干质量、根冠比、根系磷含量和根系磷利用率等9个耐低磷相关性状,并评价供试株系的耐低磷特性,筛选耐低磷优异种质。结果表明,9个参试性状中,除株高外,其余8个性状在不同磷处理间、供试材料间均存在显著或极显著差异,说明低磷处理有效且各株系对低磷逆境的适应性不同。主成分分析将上述8个存在显著差异的单一性状转化为2个综合指标,根据隶属函数和株系耐低磷综合评价价值,结合聚类分析将供试247个株系分为耐低磷、中间型和不耐低磷3种类型,明确了各株系的耐低磷特性,并筛选出ZN-251、ZN-299、ZN-229等14个耐低磷优异种质。

关键词:大豆;耐低磷遗传群体;低磷胁迫;主成分分析;聚类分析;优异种质

中图分类号:S565.1 文献标志码:A 文章编号:1004-3268(2020)01-0061-07

Identification of Low Phosphorus Tolerant Traits and Selection of Elite Genotypes in Soybean

WU Haiyan, LI Xihuan, LI Wenlong, KONG Youbin, DU Hui, ZHANG Caiying

(Hebei Agricultural University/North China Key Laboratory of Crop Germplasm Resources, Education Ministry of China, Baoding 071001, China)

Abstract: In order to explore new germplasms and develop new varieties of soybean with low phosphorus (P) tolerance, a low phosphorus tolerant genetic population with 247 lines was used in this study. Nine traits related to low P tolerance including plant height, root length, fresh weight of root, dry weight of root, fresh weight of shoot, dry weight of shoot, root/shoot ratio, phosphorus content and utilization efficiency of root were studied under different P treatment conditions. The characteristics of the tested lines resistance to low phosphorus were evaluated and elite germplasms were screened. The results showed that among the nine tested traits, except for plant height, there were (extremely) significant differences between different P treatments and between different materials, indicating that the low phosphorus treatment was effective and the adaptabilities of lines were different. Then these eight characteristics were transformed into two comprehensive indexes through the principal component analysis method, and the comprehensive evaluation values (D value) of 274 lines were calculated. Finally, the 247 lines were divided into 3 groups, low P tolerant-, intermediate- and sensitive-group. In addition, 14 elite germplasms including ZN-251, ZN-299 and ZN-229 were selected for their high tolerance to low P stress.

Key words: Soybean; genetic population tolerant to low phosphorus; Low phosphorus stress; Principal component analysis; Cluster analysis; Elite germplasms

收稿日期:2019-07-28

基金项目:河北农业大学引进留学博士专项(ZD201602);现代农业科技奖励性后补助资金项目(17927670H);河北省科技计划项目(16227516D-1)

作者简介:武海燕(1986-),女,河北邯郸人,在读硕士研究生,研究方向:大豆分子育种。E-mail:wuhaiyan_hyw@163.com
通信作者:杜汇(1982-),女,河北新乐人,副教授,博士,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:duhu668@126.com

张彩英(1960-),女,河北深泽人,研究员,博士,主要从事大豆遗传育种与转基因研究。
E-mail:zhangcailing@hebau.edu.cn

磷是植物生长发育必需的营养元素之一,是植物结构组成的重要组分,参与体内多种重要化合物的形成,对植物正常生长和新陈代谢起着重要的作用^[1-5]。土壤中磷素多以植酸磷形式存在,可直接利用的有效磷含量低,缺磷影响植物产量提高和品质改良。尽管施用磷肥可以缓解土壤有效磷缺乏,但大量施磷带来的环境污染以及磷肥资源短缺使得这一措施难以长时间应用^[6-9]。因此,利用植物固有生物学特性,挖掘植物自身对磷的高效吸收利用潜力,进而筛选或培育耐低磷新品种是解决上述问题的可持续途径^[10-13]。

前人研究表明,不同大豆品种对低磷胁迫的适应性和适应机制不同,一般表现为低磷胁迫下的根构型改变、根系生物量增加及根系分泌物增加等^[14-17]。目前,虽有关于大豆耐低磷基因型筛选的研究报道^[18-19],但大多集中于少数几个性状或品种,而基于 2 个特异磷效率品种杂交后代群体多个性状、多个材料的鉴定未见报道。鉴于此,以 2 个极端磷利用大豆品种杂交获得的遗传群体(247 个株系)为材料,鉴定其 9 个耐低磷相关性状,并利用主成分分析、隶属函数和聚类分析方法评价供试材料的耐低磷特性,筛选耐低磷特异种质,为耐低磷大豆新品种的选育奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为高耐低磷大豆品种中黄 15 与磷敏感品种牛毛黄杂交获得的遗传群体(247 个株系),由河北农业大学大豆遗传育种研究室提供。

1.2 试验方法

选择饱满、整齐一致的大豆种子,用去离子水清洗干净,25 ℃催芽,待露出胚根 3 cm 后,移至装有蛭石的花盆中。每盆播种 4 粒种子,出苗 10 d 后间苗,每盆保留 2 株生长一致的植株,置于生长室内培养。待植株对生真叶展开后,分别进行低磷(LP,以植酸磷为磷源,磷浓度 1.0 mmol/L,其余元素同 Hoagland 营养液)和适磷处理(CK,以磷酸二氢钾为磷源,磷浓度 1.0 mmol/L,其余同 Hoagland 营养液)^[20],每个处理重复 3 次。待大豆植株生长至 12 叶期(开花期)取样,测定其株高、根长、根鲜质量、根干质量、地上部鲜质量、地上部干质量、根冠比、根系磷含量,并计算根系磷利用率^[9,21-22]。

1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2013、SPSS 17.0 及 NT-SYSpc-2.11a 软件分别进行数据统计、方差分析及

聚类分析,利用性状表型值及相对值进行相关性分析,利用相对值进行主成分分析,隶属函数进行综合评价分析,聚类分析筛选耐低磷株系。

其中,隶属函数值计算公式:

$$R(X_i) = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (1)$$

反隶属函数值计算公式:

$$R(X_i) = 1 - (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (2)$$

式中, X_i 为性状指标测定值, X_{\max} 、 X_{\min} 为性状最大值和最小值;若某性状与耐低磷呈正相关,用公式(1),若某性状与耐低磷呈负相关,用公式(2)。

$$\text{权重计算公式: } W_j = P_j / \sum_{j=1}^n P_j, j = 1, 2, 3 \dots n \quad (3)$$

式中, P_j 为各品种第 j 个综合指标的贡献率。

$$\text{综合评价值(D)计算公式: } D = \sum_{j=1}^n [R(X_i)W_j], \\ j = 1, 2, 3 \dots n.$$

2 结果与分析

2.1 低磷胁迫下大豆不同株系的性状差异表现

由表 1 可见,所有测试性状在低磷、适磷 2 种磷处理下的差异均达到显著或极显著水平,说明低磷

表 1 2 种磷处理下大豆不同株系各性状的方差分析

Tab. 1 Different characteristics variance analysis of soybean lines under two different phosphorus treatments

| 性状 Characteristic | 株系间方差 分析(F 值) Variance analysis among different lines (F value) | 磷处理间方差 分析(F 值) Variance analysis among different P treatments (F value) |
|------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------|
| 株高 Plant height | 0.935 | 182.441 ** |
| 根长 Root length | 2.032 ** | 5.001 * |
| 根鲜质量 Fresh weight of root | 1.746 ** | 29.839 ** |
| 根干质量 Dry weight of root | 1.855 ** | 69.664 ** |
| 地上部鲜质量 Fresh weight of shoot | 2.109 ** | 113.734 ** |
| 地上部干质量 Dry weight of shoot | 2.036 ** | 11.017 ** |
| 根冠比 Root/shoot ratio | 3.547 ** | 326.771 ** |
| 根系磷含量 P content of root | 67.556 ** | 191.144 ** |
| 根系磷利用率 P use efficiency of root | 25.581 ** | 64.453 ** |

注: *、** 分别表示显著($P < 0.05$)和极显著($P < 0.01$)。

Note: * and ** indicate significant difference($P < 0.05$) and extremely significant difference($P < 0.01$) respectively.

处理有效且对大豆植株地上部和根系均产生了较大影响。不同株系参试性状方差分析表明,除株高外其余性状在不同株系间的差异也达到极显著水平,说明虽然来自于相同亲本,但不同株系受低磷胁迫影响不同,各株系的耐低磷能力表现不同。

进一步分析各株系在不同磷处理下的性状差异表现,结果(表2)发现,低磷处理下各株系根长、根鲜质量、根干质量、根冠比、根系磷利用率平均值均

高于适磷处理,而株高、地上部鲜质量、地上部干质量、根系磷含量则低于适磷处理,说明在低磷胁迫条件下,大豆株系能够通过刺激根系发育、增加根系生物量来适应低磷环境,提高根系对植酸磷的分解利用能力,减轻低磷胁迫对植株生长的影响。另外,通过各性状变异系数也可发现(表2),除根长外,其余性状的变异系数均较大,说明各株系对低磷逆境的适应能力存在较大差异。

表2 2种磷处理下大豆不同株系各性状分析

Tab. 2 Different characteristics analysis of soybean lines under two different phosphorus treatments

| 性状 Characteristic | 平均数 Mean | | | 最大值 Max. | | | 最小值 Min. | | | 标准差 SD | | | 变异系数/% CV | | |
|--------------------------------------|----------|-------|-------|----------|--------|-------|----------|-------|-------|--------|-------|-------|-----------|-------|-------|
| | LP | CK | LP/CK | LP | CK | LP/CK | LP | CK | LP/CK | LP | CK | LP/CK | LP | CK | LP/CK |
| 根长/cm Root length | 21.47 | 21.21 | 1.02 | 25.00 | 25.00 | 1.23 | 17.83 | 17.50 | 0.82 | 1.28 | 1.44 | 0.08 | 5.97 | 6.80 | 7.91 |
| 株高/cm Plant height | 81.32 | 98.41 | 0.83 | 114.00 | 141.00 | 1.26 | 47.00 | 61.00 | 0.59 | 14.33 | 13.79 | 0.11 | 17.62 | 14.01 | 12.72 |
| 根干质量/g Dry weight of root | 0.54 | 0.42 | 1.38 | 0.97 | 1.19 | 3.96 | 0.19 | 0.17 | 0.39 | 0.15 | 0.16 | 0.44 | 27.94 | 38.74 | 31.73 |
| 根鲜质量/g Fresh weight of root | 5.55 | 4.85 | 1.19 | 8.94 | 12.00 | 2.18 | 2.42 | 2.32 | 0.47 | 1.35 | 1.48 | 0.30 | 24.26 | 30.55 | 24.98 |
| 地上部干质量/g Dry weight of shoot | 2.18 | 2.36 | 0.98 | 3.46 | 5.07 | 1.86 | 0.96 | 0.93 | 0.43 | 0.47 | 0.71 | 0.28 | 21.58 | 30.25 | 28.48 |
| 地上部鲜质量/g Fresh weight of shoot | 12.57 | 16.26 | 0.81 | 19.68 | 35.25 | 1.49 | 6.08 | 8.10 | 0.32 | 2.46 | 4.41 | 0.21 | 19.58 | 27.14 | 26.00 |
| 根冠比 Root/shoot ratio | 0.25 | 0.18 | 0.73 | 0.50 | 0.30 | 1.71 | 0.16 | 0.11 | 0.33 | 0.04 | 0.03 | 0.15 | 17.52 | 17.76 | 20.98 |
| 根系磷含量/(g/kg) P content of root | 4.79 | 6.36 | 0.80 | 9.44 | 12.45 | 2.56 | 2.90 | 2.64 | 0.35 | 0.95 | 1.49 | 0.27 | 19.80 | 23.38 | 33.65 |
| 根系磷利用率/% P use efficiency of root | 1.13 | 0.81 | 1.63 | 3.45 | 2.07 | 6.47 | 0.30 | 0.18 | 0.31 | 0.51 | 0.34 | 1.01 | 44.91 | 41.76 | 61.98 |

2.2 大豆不同株系耐低磷性状的主成分分析

分析供试大豆株系各性状间的相关性(表3)发现,8个性状间(除株高外)存在着复杂的相关性,说明各性状表达的信息量之间有不同程度的重叠。因

此,需要利用主成分分析将多个单一指标转化为无相关性的综合指标,才能更准确地反映各株系对低磷环境的适应能力。

表3 大豆耐低磷指标相对值的相关性分析

Tab. 3 Correlation analysis of relative values of low phosphorus tolerant characteristics in soybean

| 性状 Characteristic | 根长 Root length | 根干质量 Dry weight of root | 根鲜质量 Fresh weight of root | 地上部干质量 Dry weight of shoot | 地上部鲜质量 Fresh weight of shoot | 根冠比 Root/shoot ratio | 根系磷含量 P content of root |
|------------------------------------|-------------------|-------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|----------------------------|-------------------------------|
| 根干质量 Dry weight of root | 0.079 | | | | | | |
| 根鲜质量 Fresh weight of root | 0.084 | 0.838 ** | | | | | |
| 地上部干质量 Dry weight of shoot | 0.043 | 0.746 ** | 0.782 ** | | | | |
| 地上部鲜质量 Fresh weight of shoot | 0.031 | 0.555 ** | 0.694 ** | 0.869 ** | | | |
| 根冠比 Root/shoot ratio | -0.092 | -0.447 ** | -0.234 ** | 0.184 ** | 0.275 ** | | |
| 根系磷含量 P content of root | -0.087 | -0.437 ** | -0.233 ** | 0.167 ** | 0.263 ** | 0.970 ** | |
| 根系磷利用率 P use efficiency of root | -0.088 | -0.322 ** | -0.354 ** | 0.114 | 0.390 ** | 0.694 ** | 0.702 ** |

注: ** 表示极显著相关($P<0.01$); * 表示显著相关($P<0.05$)。

注: ** means correlation is significant at 0.01 level; * means correlation is significant at 0.05 level.

利用主成分分析方法对供试株系 8 个性状(除株高外)相对值进行分析(表 4)发现,转化后的前 2 个主成分累积贡献率达到 78.291%,表明这 2 个主成分可解释供试株系 78.291% 的信息。因此,将前 2 个主成分作为评价供试大豆株系耐低磷特性的综合指标。进一步分析上述 2 个主成分发现,第 1

表 4 大豆耐低磷性状相对值的主成分分析

Tab. 4 Principal component analysis of relative values of different characteristics in soybean

| 性状 Characteristic | 成分 1 Component 1 | | 成分 2 Component 2 |
|----------------------------------------|------------------|--------|------------------|
| | | | |
| 根长 Root length | 0.139 | -0.076 | |
| 根鲜质量 Fresh weight of root | 0.930 | 0.193 | |
| 根干质量 Dry weight of root | 0.954 | 0.031 | |
| 地上部鲜质量 Fresh weight of shoot | 0.598 | 0.745 | |
| 地上部干质量 Dry weight of shoot | 0.745 | 0.623 | |
| 根冠比 Root/shoot ratio | -0.476 | 0.828 | |
| 根系磷含量 P content of root | -0.479 | 0.824 | |
| 根系磷利用效率 P use efficiency of root | -0.425 | 0.752 | |
| 特征值 Eigenvalues | 3.346 | 2.917 | |
| 贡献率/% Contribution rate | 41.827 | 36.465 | |
| 累积贡献率/% Accumulating contribution rate | 41.827 | 78.291 | |

主成分特征值为 3.346, 贡献率达到 41.827%, 其对应 4 个较大的特征向量为根鲜质量、根干质量、地上部鲜质量及干质量; 第 2 主成分特征值为 2.917, 贡献率为 36.465%, 对应 5 个较大的特征向量为根冠比、根系磷含量、根系磷利用效率、地上部鲜质量及干质量。

2.3 大豆不同株系耐低磷性状隶属函数分析及优异种质遴选

在主成分分析基础上, 分别计算各性状相对值的隶属函数值, 并根据各主成分贡献率计算权重及耐低磷综合评价价值(D 值), 利用 D 值对供试 247 个大豆株系进行聚类分析(表 5), 可将供试株系分为 3 类, 其中第 I 类包括 ZN-251、ZN-299、ZN-229 等 14 个株系, 属于耐低磷类型(D 值平均为 0.67); 第 II 类包括 87 个株系, 属于中间类型(D 值平均为 0.46); 第 III 类包括 ZN-149、ZN-192 等 146 个株系, 属于非耐低磷类型(D 值平均为 0.30)。筛选出 ZN-251、ZN-299、ZN-229 等 14 个耐低磷型大豆株系, 可作为今后磷高效大豆新品系选育的中间材料。

表 5 大豆不同株系基于耐低磷特性的聚类分析

Tab. 5 Cluster analysis of soybean lines based on their low phosphorus tolerance

| 类别 Type | 株系代号 Line code number | D 值 D value |
|---------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| | | |
| I | ZN-251、ZN-299、ZN-229、ZN-9、ZN-144、ZN-8、ZN-289、ZN-177、ZN-40、ZN-146、ZN-87、ZN-15、ZN-91、ZN-281 | 0.67 |
| II | ZN-261、ZN-219、ZN-220、ZN-186、ZN-14、ZN-155、ZN-108、ZN-268、ZN-204、ZN-5、ZN-216、ZN-119、ZN-133、ZN-207、ZN-6、ZN-296、ZN-159、ZN-3、ZN-253、ZN-208、ZN-288、ZN-52、ZN-156、ZN-212、ZN-171、ZN-114、ZN-255、ZN-298、ZN-109、ZN-275、ZN-97、ZN-95、ZN-173、ZN-238、ZN-107、ZN-249、ZN-272、ZN-273、ZN-2、ZN-56、ZN-217、ZN-157、ZN-276、ZN-16、ZN-10、ZN-162、ZN-123、ZN-113、ZN-61、ZN-174、ZN-250、ZN-284、ZN-258、ZN-241、ZN-183、ZN-94、ZN-228、ZN-49、ZN-294、ZN-163、ZN-38、ZN-36、ZN-80、ZN-147、ZN-28、ZN-202、ZN-141、ZN-231、ZN-70、ZN-86、ZN-1、ZN-7、ZN-254、ZN-103、ZN-152、ZN-187、ZN-175、ZN-50、ZN-176、ZN-262、ZN-293、ZN-287、ZN-116、ZN-126、ZN-96、ZN-206、ZN-286 | 0.46 |
| III | ZN-81、ZN-47、ZN-63、ZN-17、ZN-45、ZN-172、ZN-138、ZN-277、ZN-195、ZN-46、ZN-280、ZN-274、ZN-13、ZN-215、ZN-160、ZN-34、ZN-68、ZN-43、ZN-53、ZN-128、ZN-134、ZN-209、ZN-168、ZN-211、ZN-135、ZN-271、ZN-23、ZN-121、ZN-21、ZN-93、ZN-66、ZN-278、ZN-99、ZN-85、ZN-244、ZN-169、ZN-122、ZN-153、ZN-200、ZN-252、ZN-72、ZN-245、ZN-230、ZN-232、ZN-110、ZN-260、ZN-227、ZN-64、ZN-205、ZN-82、ZN-234、ZN-248、ZN-246、ZN-67、ZN-4、ZN-129、ZN-189、ZN-42、ZN-58、ZN-59、ZN-55、ZN-193、ZN-20、ZN-218、ZN-148、ZN-198、ZN-161、ZN-164、ZN-239、ZN-132、ZN-279、ZN-125、ZN-143、ZN-90、ZN-22、ZN-130、ZN-29、ZN-69、ZN-247、ZN-282、ZN-83、ZN-257、ZN-57、ZN-265、ZN-137、ZN-37、ZN-32、ZN-182、ZN-203、ZN-60、ZN-297、ZN-140、ZN-77、ZN-31、ZN-184、ZN-84、ZN-19、ZN-62、ZN-18、ZN-283、ZN-76、ZN-235、ZN-285、ZN-167、ZN-151、ZN-181、ZN-41、ZN-201、ZN-166、ZN-88、ZN-179、ZN-105、ZN-223、ZN-74、ZN-221、ZN-92、ZN-150、ZN-30、ZN-170、ZN-33、ZN-127、ZN-48、ZN-136、ZN-11、ZN-24、ZN-185、ZN-222、ZN-12、ZN-290、ZN-240、ZN-78、ZN-75、ZN-226、ZN-102、ZN-100、ZN-266、ZN-154、ZN-106、ZN-124、ZN-233、ZN-89、ZN-225、ZN-267、ZN-104、ZN-192、ZN-149 | 0.30 |

3 结论与讨论

植物磷效率一般包含两方面含义,一是在低磷胁迫下植物能够利用有限的磷素维持正常生长的能力,即耐低磷能力;二是在正常供磷条件下,植物吸收并转化为生物量的能力,即磷高效性^[23]。目前,人们一般采用在低磷胁迫条件下测定植物各生长指标或生理生化指标来评价其耐低磷特性^[24]。本研究利用前期构建的大豆遗传群体,在苗期设置低磷和适磷处理,于开花期分别测定植株株高、根长、根系生物量、地上部生物量、根系磷含量及根系磷利用率等指标,评价各株系的耐低磷能力。苗期—开花期是大豆需磷敏感期^[12],此时缺磷会严重影响大豆正常生长发育,影响花芽分化,即使后期补充足够磷素也难以消除缺磷造成的影响^[18-19]。

有报道发现,植物磷效率是一个复杂的数量性状,受多基因控制^[25]。采用单一指标很难全面、准确地鉴定植物材料耐低磷特性,通过多个指标综合分析才能得到相对可靠的结论^[26-28]。统计学中一般采用主成分分析法将多个相关性较大的指标转化为相关性较小的综合指标,即主成分,这样可以排除各单一指标间的相互影响和信息重叠。鉴于此,本研究首先测定了供试大豆株系9个性状,其中,株高由于在供试材料间没有显著差异而被排除;随后,通过相关分析发现,剩余8个性状间存在复杂的相关关系且多数性状间的相关系数达到(极)显著水平,故采用主成分分析将上述性状转变为2个相互独立的主成分,进而用于株系耐低磷特性评价。

为进一步评价供试247个大豆株系的耐低磷能力,本研究利用隶属函数和聚类分析法将供试株系进行分类,不仅明确了每个株系的耐低磷特性,同时筛选出了高耐低磷特异种质。隶属函数分析方法是基于多个性状表型值对某种特性进行综合评价的方法,该方法可有效避免单一性状造成的误差^[29-30];聚类分析是专门适用于大规模品种筛选和性状鉴定的方法^[31-32]。因此,本研究综合利用上述2种方法对供试247个大豆株系进行耐低磷评价,获得了可靠的鉴定结果。

综上,本研究在低磷和适磷2种处理下分析247个大豆株系耐低磷性状,结果发现,多数性状间存在显著或极显著相关关系,利用隶属函数和耐低磷综合评价值,结合聚类分析将株系分为3种类型,

并筛选出14个耐低磷优异种质,为耐低磷新品种选育奠定了材料基础。

参考文献:

- [1] 吴照辉,贺立源,张丽梅,等.作物磷高效种质资源筛选研究进展[J].山地农业生物学报,2008,27(1):61-68.
WU Z H, HE L Y, ZHANG L M, et al. Research progress in screening germplasm resources of crops with high phosphorus efficiency [J]. Journal of Mountain Agriculture & Biology, 2008, 27(1): 61-68.
- [2] 刘浩,李玉龙,汤萌萌,等.拟南芥miR156与miR399在低磷胁迫中的对话机制初探[J].河南农业科学,2019,48(7):54-58.
LIU H, LI Y L, TANG M M, et al. Initial exploration of cross talk between miR156 and miR399 of *Arabidopsis thaliana* under low phosphorus stress [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2019, 48(7): 54-58.
- [3] 王峻,宋柯,薛永,等.小麦氮、磷胁迫响应基因研究进展[J].河南农业科学,2018,47(1):1-6.
WANG J, SONG K, XUE Y, et al. Research progress on response genes of wheat to nitrogen, phosphorus stresses [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2018, 47(1): 1-6.
- [4] 毛璐璐,孔佑宾,李喜焕,等.转紫色酸性磷酸酶基因GmPAP14大豆研究[J].河南农业科学,2016,45(11):25-29.
MAO L L, KONG Y B, LI X H, et al. Transformation of soybean with purple acid phosphatase gene GmPAP14 [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2016, 45(11): 25-29.
- [5] 田江,梁翠月,陆星,等.根系分泌物调控植物适应低磷胁迫的机制[J].华南农业大学学报,2019,40(5):175-185.
TIAN J, LIANG C Y, LU X, et al. Mechanism of root exudates regulating plant responses to phosphorus deficiency [J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(5): 175-185.
- [6] CAKMAK I. Plant nutrition research: Priorities to meet human needs for food in sustainable ways [J]. Plant & Soil, 2002, 247(1): 3-24.
- [7] VANCE C P, UHDE-STONE C, ALLAN D L. Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource [J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 423-447.
- [8] GAHOONIA T S, NIELSEN N E. Root traits as tools for

- creating phosphorus efficient crop varieties [J]. Plant & Soil, 2004, 260 (1/2) : 47-57.
- [9] 武兆云, 郭娜, 赵晋铭, 等. 大豆苗期耐低磷主成分及隶属函数分析 [J]. 大豆科学, 2012, 31(1) : 42-46.
WU Z Y, GUO N, ZHAO J M, et al. Principal components and membership function analysis of low phosphate tolerance at seedling stage in soybean [J]. Soybean Science, 2012, 31(1) : 42-46.
- [10] 杨文博, 程云, 张艳, 等. 不同基因型小麦耐低磷生理机制研究 [J]. 河南农业科学, 2014, 43(5) : 24-29.
YANG W B, CHENG Y, ZHANG Y, et al. Physiological features of different wheat genotypes exposed to low phosphate under hydroponic culture [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2014, 43(5) : 24-29.
- [11] 李志刚. 不同磷效率基因型大豆的筛选及其对磷素水平的反应机理研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2004.
LI Z G. Screening of soybeans with high phosphorus absorption efficiency and their responses to different phosphorus levels [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2004.
- [12] 李喜焕, 常文锁, 张彩英. 中国大豆磷素营养及磷高效品种筛选最新进展 [J]. 大豆科学, 2011, 30(2) : 322-327.
LI X H, CHANG W S, ZHANG C Y. Advances of soybean (*Glycine max* L.) phosphorus nutrition and high P-efficient germplasms screening in China [J]. Soybean Science, 2011, 30(2) : 322-327.
- [13] 普晓英, 赵大伟, 曾亚文, 等. 低磷胁迫下大麦磷高效基因型的筛选 [J]. 生态环境学报, 2010, 26 (6) : 1329-1333.
PU X Y, ZHAO D W, ZENG Y W, et al. Screening of genotypes with high phosphorus efficiency for barley under low phosphorus stress [J]. Ecology and Environmnet, 2010, 26 (6) : 1329-1333.
- [14] PAN X W, LI W B, ZHANG Q Y, et al. Assessment on phosphorus efficiency characteristics of soybean genotypes in phosphorus-deficient soils [J]. Agricultural Sciences in China, 2008, 7(8) : 958-969.
- [15] 刘萍, 董文汉, 王明君, 等. 低磷胁迫条件下大豆磷高效等基因系主要农艺性状分析 [J]. 西南农业学报, 2018, 31(8) : 6-11.
LIU P, DONG W H, WANG M J, et al. Analysis of main agronomic characters of soybean inbred lines with high phosphorus-efficient at low phosphorus conditions [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2018, 31(8) : 6-11.
- [16] 王美丽, 严小龙. 大豆根形态和根分泌物特性与磷效率 [J]. 华南农业大学学报, 2001, 22(3) : 1-4.
WANG M L, YAN X L. Characteristics on root morphology and root exudation of soybean in relation to phosphorus efficiency [J]. Journal of South China Agricultural University, 2001, 22(3) : 1-4.
- [17] JAIN A, NAGARAJAN V K, RAGHOTHAMA K G. Transcriptional regulation of phosphate acquisition by higher plants [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2012, 69(19) : 3207-3224.
- [18] 王英, 李喜焕, 张彩英. 河北大豆地方品种耐低磷种植筛选 [J]. 大豆科学, 2009, 28(4) : 588-594.
WANG Y, LI X H, ZHANG C Y. Screening of low-p tolerant soybean landraces from Hebei growing-areas [J]. Soybean Science, 2009, 28(4) : 588-594.
- [19] 钟彩霞, 钟开珍, 赵云云, 等. 巴西大豆资源及其在华南地区衍生品种的磷效率评价 [J]. 中国油料作物学报, 2013, 35(2) : 162-170.
ZHONG C X, ZHONG K Z, ZHAO Y Y, et al. Evaluation of Brazilian soybean resources and south China soybean cultivars derived from Brazilian soybean in phosphorus efficiency [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2013, 35(2) : 162-170.
- [20] KONG Y B, WANG B, DU H, et al. *GmEXLB1*, a soybean expansin-like B gene, alters root architecture to improve phosphorus acquisition in *Arabidopsis* [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 808.
- [21] AMES B N. Assay of inorganic phosphate, total phosphate and phosphatase [J]. Methods in Enzymology, 1966, 8: 115-118.
- [22] 样运臣. 土壤农化分析实验方法的改进与探索 [J]. 化工设计通讯, 2017, 43(2) : 184, 191.
YANG Y C. Improvement and exploration of experimental methods for soil aggregation analysis [J]. Chemical Engineering Design Communications, 2017, 43 (2) : 184, 191.
- [23] 郝西, 李艳, 崔党群, 等. 小麦磷效率的遗传研究进展 [J]. 河南农业科学, 2004(7) : 24-27.
HAO X, LI Y, CUI D Q, et al. Progress of genetic studies on phosphorus efficiency of wheat [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2004(7) : 24-27.
- [24] 赵艳红, 陈怀珠, 杨守臻, 等. 大豆耐低磷鉴定指标研究 [J]. 大豆科学, 2009, 28(1) : 175-177.
ZHAO Y H, CHEN H Z, YANG S Z, et al. Identification indexes of the low-phosphorus tolerance of soybean [J]. Soybean Science, 2009, 28(1) : 175-177.
- [25] 张海燕, 焦碧婵, 李贵全. 大豆抗旱性鉴定指标评价

- 的研究[J].大豆科学,2005,24(3):183-188.
- ZHANG H Y,JIAO B C,LI G Q.Study on selecting targets in drought-resistant breeding of soybean [J]. Soybean Science,2005,24(3):183-188.
- [26] 张丽梅,贺立源,李建生,等.玉米自交系耐低磷材料苗期筛选研究[J].中国农业科学,2004,37(12):1955-1959.
ZHANG L M, HE L Y, LI J S, et al. Investigation of maize inbred lines on tolerance to low-phosphorus stress at seedling stage[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(12):1955-1959.
- [27] 张吉海,高世斌,潘光堂.玉米苗期耐低磷基因型的筛选与鉴定[J].玉米科学,2006,14(5):20-25.
ZHANG J H, GAO S B, PAN G T. Screening and identification on maize inbred lines with tolerance to low-phosphorus stress at seedling stage[J]. Journal of Maize Sciences, 2006, 14(5):20-25.
- [28] LAM H M,XU X,LIU X,et al. Resequencing of 31 wild and cultivated soybean genomes identifies patterns of genetic diversity and selection[J]. Nature Genetics,2010, 42(12):1053-1059.
- [29] 李贵全,张海燕,季兰,等.不同大豆品种抗旱性综合评价[J].应用生态学报,2006,17(12):2408-2412.
LI G Q,ZHANG H Y,JI L,et al. Comprehensive evaluation on drought-resistance of different soybean varieties [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17 (12):2408-2412.
- [30] NIU F X,HUA X X,GUO X D,et al. Studies on several physiological indexes of the drought resistance of sweet potato and its comprehensive evaluation[J]. Acta Agronomica Sinica,1996,22(4):392-398.
- [31] 廖红,严小龙.华南酸性红壤中菜豆种质耐低磷特性的评价[J].华南农业大学学报,1998,19(2):20-25.
LIAO H, YAN X L. Evaluation of bean germplasm for low phosphorus tolerance on acid red soil in south China [J]. Journal of South China Agricultural University, 1998, 19(2):20-25.
- [32] 曹黎明,潘晓华.水稻耐低磷基因型种质的筛选与鉴定[J].江西农业大学学报,2000,22(2):162-168.
CAO L M, PAN X H. Screening and identify of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes on the tolerance to low phosphorus environment[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2000, 22(2):162-168.